Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die Entstehung der Schläuche in den Nostoc-Colonien bei Blasia.

Von **M. Waldner** in Graz.

(Mit 1 Tafel.)

Die Nostoc-Kugeln im Thallus von Blasia, wie vieler anderer Lebermoose waren oft Gegenstand der Untersuchung. Die Ansichten der einzelnen Forscher über die Natur dieser Gebilde gingen jedoch vielfach auseinander.

Ich übergehe die Aufzählung der aufeinanderfolgenden Untersuchungen und verweise diessbezüglich auf die vollständige Zusammenstellung der Literatur in E. v. Janczewski's[1] Abhandlung; nur jener Untersuchungen will ich hier Erwähnung thun, die sich auf den im Folgenden zu behandelnden Gegenstand — das ist die Entstehung und Ausbildung der die Nostoc-Colonie durchsetzenden Schläuche — beziehen.

Der Erste, der zwischen den vermeintlichen Brutkörnchen hyaline, unregelmässig verzweigte Schläuche beobachtete, war Corda; er hielt sie für Wurzelfäden der sich entwickelnden Brutknospen.

Auch Milde, der zuerst auf die Nostoc-Ähnlichkeit fraglicher Brutkörner hinwies, und Gottsche erkannten diese Schläuche und ihren Zusammenhang; letzterer beschrieb sie als Verzweigungen einer Zelle, die von der Wand (der Kugel) ausgehen und mit ihrem verästelten blinden Kopfende in den Zell-(Brutkörner-)Haufen hineinragen. Erst E. v. Janczewski's (l. c.) und Leitgeb's[2] genaue Untersuchungen gaben uns die richtigen Aufschlüsse über die wahre Natur dieser Gebilde; sie zeigten, dass die für Brutkörner (wohl auch für Antheridien) gehaltenen, dunkelgrünen Kugeln nichts anderes als Nostoc-Fäden sind, die sich in den von Leitgeb als „Blattohren" bezeichneten Anhangs-

[1] „Le parasitisme du Nostoc lichenoides." Ann. des sc. nat. XVIe Série, pag. 311 et seq.

[2] Untersuchungen über die Lebermoose H. I. pag. 24, 25.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gebilden des Blasia-Thallus angesiedelt haben, dass ferner die oberwähnten Schläuche durch Verzweigung eines Trichomes (der in das Blattohr hineinragenden „Innenpapille") entstehen und in ihrer Gesammtheit eine einzige, vielfach verästelte Zelle darstellen. Von beiden Forschern wurde weiters hervorgehoben, dass Blattohr, wie Innenpapille einer Weiterentwicklung nur dann fähig sind, wenn eine Nostoc-Infection erfolgt ist. Die Art und Weise der Infection, das Eindringen der Nostoc-Fäden durch die zwischen Blattohr und Thallusgewebe im Jugendzustand vorhandene Öffnung, wurde schon von Leitgeb genau beobachtet und beschrieben.

Auch die physiologische Function der zwischen den Nostoc-Schnüren vorhandenen hyalinen Schläuche, als Schleim absondernder Organe, wurde ausdrücklich betont. In jüngster Zeit erschien eine Abhandlung von Fr. Szymanski, [1] in welcher der Verfasser sich gegen die Einzelligkeit der die Nostoc-Colonien durchsetzenden Schläuche ausspricht und den nach ihm etwas complicirten, nichtsdestoweniger regelmässigen Bau der Innenpapille mit den aus ihr hervorgehenden Anhangsgebilden folgendermassen schildert: [2]

„Die Trag- oder Basalzelle hat die Gestalt eines regelmässigen Achteckes, dessen gegenüberliegende Seiten einander gleich sind und zwar so, dass jene auf der zweiten Zellschichte des Blasia-Thallus liegende Basis und die ihr correspondirende Seite bedeutend grösser sind, als die übrigen Seiten. Auf den drei oberen Seiten der Tragzelle sitzt eine Schicht aus drei oder vier Zellen bestehend, von denen die mittlere (wenn die Schicht dreizellig) oder die beiden mittleren (wenn die Schicht vierzellig ist) über der grösseren Seite liegen und von 4—5, die beiden seitlichen Zellen von 5—7 ungleich grossen Wänden begrenzt sind. Diese Hauptschicht ist ringsum — ihre Anheftungsstelle an die Basalzelle ausgenommen — von einer Reihe kleinerer Zellen umgeben, welche eine polyedrische, runde, halbrunde oder kegelförmige Gestalt haben und zwischen oder auf ihren Scheiteln

[1] „Über einige parasitische Algen." Inaugural-Dissertation der phil. Facultät der Univ. Breslau 1878.

[2] ibid. pag. 9.

Download from The Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ihnen ähnliche Zellen tragen. Diese letzteren sind von geringerer Grösse, als ihre Tragzellen und stellen die Zellen dritter Reihe vor. Alle diese Zellen bilden über der gemeinsamen Basalzelle gleichsam ein Capitäl. Die äussersten Zellen des Capitäls, mögen sie der zweiten oder der dritten Reihe angehören, sind es, aus denen die oben erwähnten Schläuche oder Haustorien entspringen. Die meisten von ihnen entwickeln je eine, manche sogar zwei Haustorien."

Nach dieser Darstellung würde sich die Innenpapille mit ihren Verzweigungen am besten mit ähnlichen Bildungen in den Antheridien der Characeen vergleichen lassen. Sowie die am Manubrium sitzende „Köpfchenzelle" nach vorhergehender zweimaliger Auszweigung aus den Zweigen letzter Ordnung endlich die Antheridienschläuche producirt, so würde an der keuligen Spitze der „Innenpapille" durch wiederholte Auszweigung eine doppelte Lage von Zellen geschaffen werden, aus denen erst die Schläuche oder „Haustorien" in der Ein- oder Zweizahl entspringen.

Eine solche Regelmässigkeit bei der Bildung der Auszweigungen der Innenpapille konnte ich bei meinen Untersuchungen, die ich auf Anregung meines hochverehrten Lehrers, Professor Leitgeb, unternahm, nicht finden, vielmehr führte mich die Entwicklungsgeschichte zu völlig anderen Resultaten, die ich im Nachfolgenden kurz zusammenfassen will.

Zuerst wurden ältere Nostoc-Kugeln der Untersuchung unterworfen und zwar in der Weise behandelt, dass ich sie auf kurze Zeit in Schulze'sche Macerationsflüssigkeit, sodann in reines Wasser legte und mittelst eines feinen Pinsels den nun zumeist in kurze Glieder oder Zellen zerfallenen Nostoc möglichst entfernte. Die dadurch frei gelegten Schläuche bildeten ein so dichtes Gewirre, dass man ihre Insertionen unmöglich zu erkennen im Stande war. Nur das Eine konnte mit Sicherheit festgestellt werden, dass die Verzweigungen der einzelnen Schläuche nicht selten durch Querwände an ihrer Ursprungsstelle abgetrennt waren; weiters zeigte die Ansicht von oben, in den meisten Fällen wenigstens, in der Mitte des Fadengewirres eine grössere, mehr oder weniger runde, gewöhnlich gebräunte Zelle. Mehr konnte an solchen Objecten mit Sicherheit nicht beobachtet werden.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Klaren Einblick in diese Verhältnisse konnte somit nur die Entwicklungsgeschichte geben. Es wurde daher frisches Material, das mir in hinreichender Menge zu Gebote stand, nach jungen Nostoc-Colonien abgesucht. Zarte, durch den Scheitel gehende Längsschnitte zeigten zunächst immer junge, nostocfreie Blattohren (Fig. 1), deren Beschreibung ich hier übergehe, da sie durch Leitgeb's Untersuchungen (l. c.) genugsam bekannt sind. Nur bezüglich der „Innenpapille" möchte ich erwähnen, dass sie aus zwei Zellen besteht: der aus dem Thallus entspringenden, bald mehr, bald weniger weit in den Hohlraum des Blattohres hineinragenden Basalzelle (*b*) und der ihr aufsitzenden kopfförmigen Endzelle (*e*). Wie schon Professor Leitgeb, so konnte auch ich manchmal beobachten, wie im jungen Blattohre ein oder ein paar Nostoc-Fäden um den unteren verjüngten Theil der Innenpapille herumgewunden waren (Fig. 2, 3, 4).

Erfolgt keine Nostoc-Infection, so bleiben, wie bekannt, Blattohr wie Innenpapille unverändert, nur bei Anwesenheit von Nostoc und seiner vegetativen Vermehrung werden auch diese zu weiterem Wachsthum angeregt. Zunächst wird durch starkes Wachsthum der Wandschichte des Blattohres die Öffnung zum Hohlraume verschlossen, der Nostoc ist und bleibt gefangen. In Folge seiner Anwesenheit im Hohlraume wird alsbald auch die Innenpapille zu jenen Wachsthumsvorgängen angeregt, aus denen schliesslich die zahlreichen, die ganze Nostoc-Kugel durchsetzenden Schläuche hervorgehen.

In den meisten Fällen ist es nur die Basalzelle (*b*), die die Schläuche entwickelt, während die kopfförmige Endzelle (*e*) unverändert bleibt. Da die Veränderungen im Blattohre überhaupt durch die Anwesenheit und das Wachsthum von Nostoc bedingt sind, so lässt sich letzterer Umstand (das Auswachsen oder Unverändertbleiben der Endzelle) wohl wahrscheinlich dadurch erklären, dass man annimmt, nur in jenen Fällen werde auch die Endzelle zur Schlauchbildung angeregt, wenn dieselbe auch schon im Jugendzustande von den Nostoc-Schnüren umwachsen wird.

Dafür sprechen auch einige Jugendzustände von Innenpapillen (Fig. 7 und 9), an denen die Endzellen die ersten Andeutungen zur Schlauchbildung zeigen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Um die beginnende Veränderung an der Innenpapille genau verfolgen zu können, thut man am besten, dieselbe aus jungen frischen Blattohren frei zu präpariren, von welchen dann die noch nicht in zu grosser Mächtigkeit vorhandenen Nostoc-Schnüre ohne viele Mühe sich entfernen lassen.

Solche Objecte lassen dann ohne weitere Behandlung durch Drehen unter dem Mikroskope ihren Bau bis in's kleinste Detail unzweifelhaft erkennen.

Eine grosse Anzahl solcher Objecte wurde nun studirt und als allgemeiner Typus der Auszweigung der Innenpapille Folgender gefunden: Das obere Ende der Basalzelle, oberhalb welcher gewöhnlich die ersten Nostoc-Windungen vorkommen, bildet zuerst einen Ringwulst (Fig. 3, *r*), welcher in ein oder mehrere Aussackungen übergeht (Fig. 4, 6, 7), die sich durch Querwände von der Mutterzelle abgliedern. Die so gebildeten, einzelligen kurzen Schläuche verlängern sich durch Längen- resp. Spitzenwachsthum, bilden selbst wieder Auszweigungen, die durch Querwände sich abtrennen.

Modificationen in der Schlauchbildung kommen häufig vor, und es wird kaum ein Bild einer jungen Innenpapille einem anderen vollkommen gleichen, was, wie oben bereits bemerkt, mit dem Wachsthume des Nostoc auf's innigste zusammenhängt.

Wir sehen so in Fig. 4 aus der Basalzelle nur eine Aussackung gebildet, zwei Querwände in derselben vorhanden und die Endzelle etwas bei Seite geschoben. Fig. 5 zeigt ebenfalls eine Modification, wo die Schlauchbildung nur nach einer Seite hin erfolgt, während in den Fig. 6, 7 und 8 nach allen Seiten hin aus dem Ringwulst der Basalzelle Aussackungen gebildet werden.

In den bis jetzt besprochenen Fällen blieb die Endzelle von der Schlauchbildung ausgeschlossen, sie stirbt ab und bräunt sich in Folge dessen, und das ist jene grosse runde Zelle, die man in der Mitte des aus alten Nostoc-Kugeln frei präparirten Fadengewirres bemerkt.

Manchmal jedoch wird, wie schon erwähnt, auch die Endzelle der Innenpapille in die Schlauchbildung miteinbezogen. Wir sehen dann die kopfförmige Zelle unregelmässig höckerig (Fig. 7, 9) und die Einbuchtungen stärker werden (Fig. 10 von oben

Download

gesehen), bis diese endlich ganz in derselben Weise, wie in der Basalzelle zu langen, selbst wieder verzweigten und durch Querwände abgetrennten Zellenschläuchen auswachsen. Das dichte Gewirre von Schläuchen, welches, mit Nostoc allenthalben durchwachsen, den Hohlraum des Blattohres vollständig erfüllt, könnte man demnach als aus zwei Schlauchbüscheln bestehend denken, wovon das eine aus der Basal-, das andere aus der Endzelle der Innenpapille hervorgegangen ist.

Schliesslich sei nur noch erwähnt, dass Form und Grösse der Nostoczellen in den verschiedenen Blattohren oft verschieden sind, was zur Annahme berechtigt, dass nicht allein Nostoc lichenoides, sondern auch andere Nostoc-Species die Blattohren bewohnen.

Die Ergebnisse vorliegender Untersuchung können kurz in folgende Punkte zusammengefasst werden:

1. Die Bildung der Schläuche im Blattohre von Blasia bei Nostoc-Infection geht, wie bekannt, von dem in den Hohlraum des Blattohres hineinragenden Trichome (Innenpapille) aus, das aus einer abgestuzt kegelförmigen Basalzelle und der auf ihr aufsitzenden kopfförmigen Endzelle besteht.
2. Die in Folge der Nostoc-Infection sich aus der Innenpapille entwickelnden Schläuche bilden nicht e i n e einzige Zelle in ihrer Gesammtheit.
3. In den meisten Fällen ist es die Basalzelle, die die Schläuche entwickelt, während die Endzelle unverändert bleibt und dann abstirbt oder in selteneren Fällen ebenfalls zur Schlauchbildung verwendet wird.
4. Der Anfang der Schlauchbildung beginnt damit, dass der obere Rand der Basalzelle wulstig anschwillt nach einer Seite, oder allseitig hin Aussackungen treibt, die sich durch Querwände von der Tragzelle abgrenzen, Spitzenwachsthum und Verzweigung zeigen, deren Seitenzweige selbst wieder durch Querwände sich abgliedern.
5. Eine Gesetzmässigkeit in Ausbildung der Schläuche ist nicht zu erkennen; die häufig vorkommenden Modificationen in Anlage, Zahl und Verzweigung der Schläuche sind, sowie diese selbst von dem vegetativen Verhalten des Nostoc abhängig.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Erklärung der Tafel.

Sämmtliche Figuren wurden mit Hilfe der *Camera lucida* entworfen. Vergrösserung der Fig. 1—8 = 275, der Fig. 9—12 = 300.

Fig. 1. Medianer Längsschnitte durch ein junges, nostocfreies Blattohr: *i* Innenpapille, bestehend aus der Basalzelle (*b*) mit der ihr aufsitzenden, kopfförmigen Endzelle (*e*), *tg* einige Zellen des Thallusgewebes, aus dem die Innenpapille ihren Ursprung nimmt; *w* einschichtige Wand des Nostoc-Behälters (Blattohres), *ö* die in dem jungen, nostocfreien Blattohre vorhandene Öffnung, durch welche die frei beweglichen Nostoc-Fäden in den Hohlraum gelangen.

„ 2. Optischer Längsschnitt eines frei präparirten, jungen Blattohres: Die Buchstaben *b*, *e*, *w* haben in dieser, wie in den folgenden Figuren dieselbe Bedeutung, wie in Fig. 1. Ein paar eingewanderte Nostoc-Fäden schlingen sich um das verjüngte untere Ende der Innenpapille; *a* Aussenpapille.

„ 3. Das obere Ende der Basalzelle hat einen Ringwulst (*r*) gebildet.

„ 4. Aus dem Ringwulst hat sich nur eine Aussackung gebildet, die zwei Querwände besitzt.

Die folgenden Figuren stellen die aus den Blattohren frei präparirten Innenpapillen mit ihren Verzweigungen dar; von den an ihnen noch theilweise haften gebliebenen Nostoc-Schnüren wurden nur einzelne gezeichnet, um Form und Grösse der Nostoc-Zellen anzudeuten.

„ 5. Eine Innenpapille, deren Basalzelle nur nach einer Seite hin Verzweigungen bildet, welch' letztere sich selbst wieder durch Querwände abgliedern.

„ 6. Man sieht hier den Fall, wo drei Aussackungen sich bilden, die durch Querwände sich abgliedern.

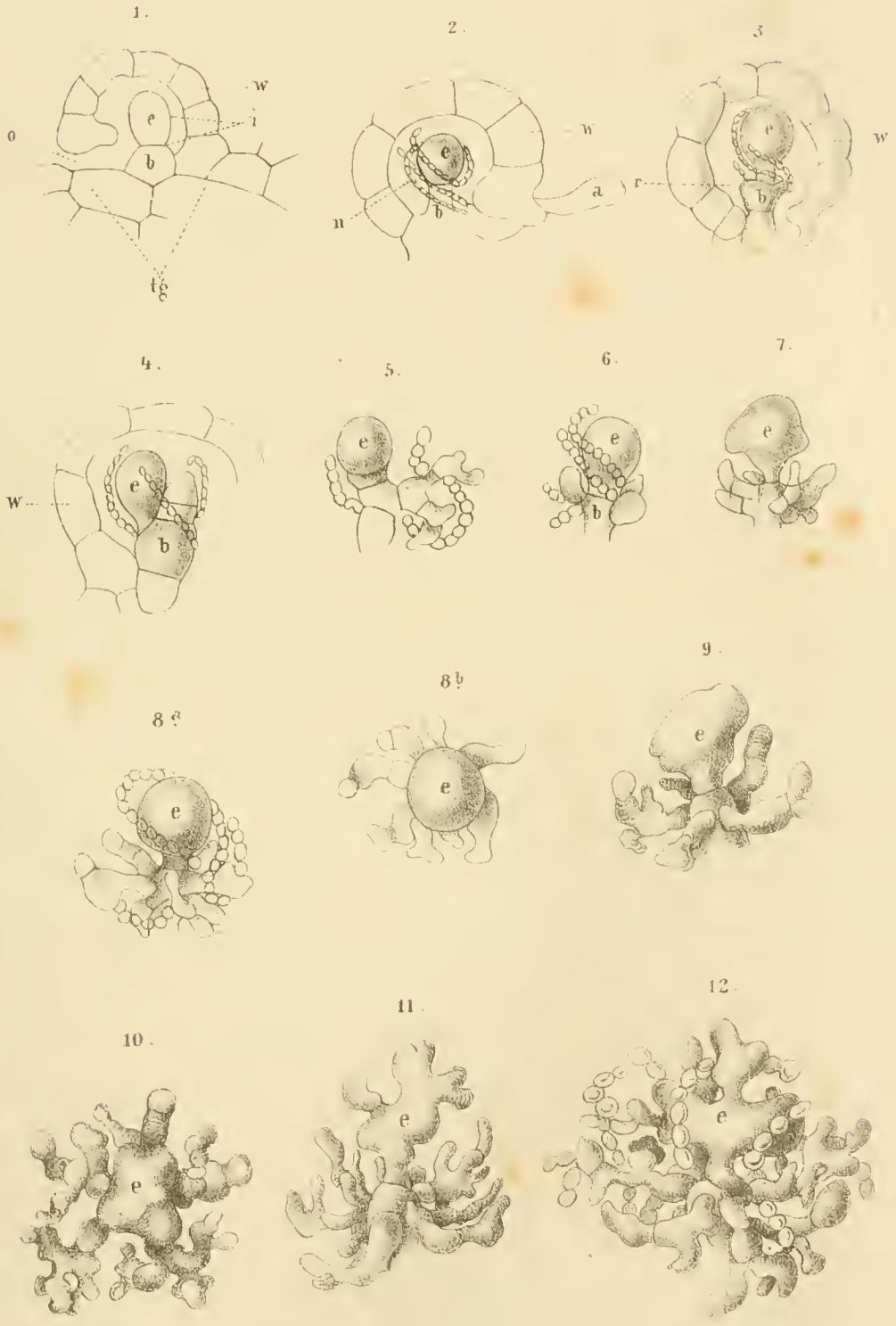
„ 7. Die Zahl der Aussackungen ist noch grösser. Die Endzelle selbst zeigt ebenfalls Höcker als Andeutung beginnender Verzweigung.

„ 8 *a*. Die Anzahl der Schläuche, die sich ihrerseits wieder zu verzweigen beginnen, ist noch grösser, die Endzelle ist unverändert,

„ 8 *b*. dasselbe Object von oben geschen.

Die vier folgenden Figuren veranschaulichen Innenpapillen, an denen nicht nur die Basal-, sondern auch die Endzelle in die Schlauchbildung übergeht. Fig. 9, 11 und 12 Seiten-, Fig. 10 Scheitelansicht.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



Gez. v. Verf. lith. v. F. Schima.

Druck v. J. Wagner, Wien

Sitzungsb. d. k. Akad. d. W. math. naturw. Cl. LXXVIII. Bd. I. Abth. 1878.